Ueber das

1-5.

HARVARD UNIVERSITY.

LIBRARY

OF THE

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY.

15,020.

GIFT OF

ALEXANDER AGASSIZ.

June 4, 1901.

Digitized by Google

GIFT OF A. AGASSIZ
JUN 4 1901
15020
Ueberreicht vom Verfasser

(Separat-Abdruck aus dem »Zoologischen Anzeiger« Bd. XXIV. No. 640 vom 1. April 1901.)

Über das Verwandtschaftsverhältnis der Dipnoer und Amphibien.

Von Richard Semon.

(Prinz-Ludwigshöhe bei München.)

Gleich von Anbeginn, seit der Entdeckung und Beschreibung der lebenden Dipnoer (*Lepidosiren paradoxa* Fitzinger 1837, *Protopterus annectens* Owen 1839, *Ceratodus Forsteri* Krefft 1870), sind die zahlreichen auf die Amphibien hinweisenden Charactere dieser eigenartigen Fischgruppe den Naturforschern aufgefallen, und so finden wir, daß die »Lurchfische« schon von den ersten Untersuchern als »fischähnliche Reptilien« (Natterer 1840) oder »gigantic Amphibians« (Krefft 1870) bezeichnet worden sind. Der unhaltbaren Auffassung, die Dipnoer einfach den Amphibien beizurechnen, trat allerdings bereits Owen (1839, 1840) entgegen. Aber die nahen Beziehungen der beiden Typen finden wir in der älteren Litteratur fast durchweg anerkannt, und erst in den achtziger Jahren des vorigen Jahrhunderts begegnen wir der Auffassung, daß die meisten Übereinstimmungen im Bau der Dipnoer und Amphibien lediglich als Convergenzerscheinungen aufzufassen seien, und daß die Amphibien viel nähere Beziehungen zu den echten Crossopterygiern, als zu den Dipnoern besäßen. Die Zahl der Vertreter solcher Anschauungen hat sich dann im Laufe der Zeit allmählich vermehrt, und ihre Behauptungen sind bestimmter und zuversichtlicher geworden, so daß heut zu Tage wahrscheinlich Vielen, die dem Gegenstand nicht ihre besondere Aufmerksamkeit zugewendet haben, die Dipnoerverwandtschaft der Amphibien als durchaus problematischer Natur erscheinen wird.

Zwei[1] Arbeiten scheinen in dieser Richtung besonderen Eindruck auf die Anschauungen vieler Morphologen ausgeübt zu haben: Erstens H. B. Pollard's Abhandlung »On the Anatomy and phylogenetic Position of *Polypterus*«, Zool. Jahrbb. Bd. V. 1892, in welcher der Versuch gemacht wurde, die Stegocephalen direct von Crossopterygiern

[1] Vergl. ferner: G. Baur, The Stegocephali. A phylogenetic study. Anat. Anz. Bd. II. 1896.

Digitized by Google

ohne Vermittlung der Dipnoer abzuleiten. Zweitens L. Dollo's Aufsatz »Sur la Phylogénie des Dipneustes«, Bull. Soc. Belge de Géol. T. 9. 1895. Letztere Arbeit zerfällt in zwei Theile. In dem ersten umfangreicheren versucht Dollo den Nachweis zu führen, »il faut chercher l'origine des Dipneustes dans les Ganoïdes crossoptérygiens«. Auf diesen Theil der Dollo'schen Arbeit gehe ich hier nicht ein, und bemerke nur, daß er meiner Ansicht nach neben manchem Bemerkenswerthen und Anregenden auch sehr vieles Anfechtbare enthält. So erscheinen mir durch ihn die allgemeineren Grundsätze, die Th. Huxley in seiner klassischen Arbeit »On *Ceratodus Forsteri*« Proc. Zool. Soc. 1876, von der Anatomie des *Ceratodus* ausgehend, über die Classification der Fische entwickelt hat, ebenso wenig erschüttert, wie die specielleren Auffassungen A. S. Woodward's und B. H. Traquair's von der geologischen Entwicklung der Dipnoer. Man vergleiche über letzteren Punct auch die interessanten kritischen Ausführungen von Bridge, Trans. Zool. Soc. London, Vol. XIV. 1898.

Im zweiten kürzeren Theil »Descendance des Dipneustes« vertritt Dollo im Gegensatz zu den älteren Anschauungen, die besonders übersichtlich und klar von Haeckel zum Ausdruck gebracht sind[2], die Auffassung: »les Batraciens ne constituent pas la descendance des Dipneustes; ils proviennent directement aussi des Ganoïdes crossoptérygiens«. Begründet wird der erste Satz dieses Ausspruches folgendermaßen: »Le Dipneuste le plus ancien, — *Dipterus Valenciennesi* de la partie inférieure du Dévonien inférieur — est déjà beaucoup trop spécialisé pour qu'il soit permis de le regarder comme le point de départ des Batraciens. Effectivement: 1) Sa dentition est infiniment plus réduite que celle de ces Vertébrés terrestres; 2) il est plus autostylique que les Batraciens; 3) il a complètement perdu le prémaxillaire et le susmaxillaire, que la plupart des Batraciens ont encore conservés.«

Die Antwort auf diese Einwände ist leicht genug. Es fällt doch keinem Morphologen ein, die Amphibien von einem der lebenden oder irgend einem des bisher fossil bekannten Dipnoer geradlinig ableiten zu wollen, auch von *Dipterus Valenciennesi* nicht. Was behauptet wird, ist allein, daß die Klasse der Dipnoer der ausgestorbenen Fischklasse, aus welcher die Amphibien entsprossen sind, um sehr viel näher steht, als irgend eine andere Fischklasse, von der wir lebende Vertreter kennen.

---

[2] E. Haeckel, Zur Phylogenie der australischen Fauna. R. Semon's Zool Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. Bd. I. 1893. Und Systematische Phylogenie. III. Theil. Wirbelthiere. Berlin, 1895. Vergl. ferner: M. Fürbringer, Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen. Festschrift für Gegenbaur. Leipzig, 1897. p. 578, 579.

Digitized by Google

JUN 4 1901

Um ein möglichst objectives Bild von den Verwandtschaftsbeziehungen der Dipnoer und Amphibien zu entwerfen, gebe ich in Folgendem zwei Übersichten. In der ersteren habe ich eine Anzahl der hervorstechenderen Merkmale und Eigenthümlichkeiten verzeichnet, in denen sich die Dipnoer den Amphibien mehr nähern, als irgend eine andere Fischgruppe, insbesondere auch die der Crossopterygier es thut. In der zweiten verzeichne ich eine Anzahl Specialisationen, die es unmöglich erscheinen lassen, die Amphibien von den uns bekannten Dipnoern geradlinig abzuleiten.

Hauptmerkmale, durch welche die Dipnoer im Gegensatz zu den übrigen Fischen sich den höheren Formen (besonders Amphibien) nähern.

Integument.

1) Besitz von multicellulären Hautdrüsen.

2) Successives Aufhören der Einbettung der Hautsinnesorgane in Rinnen oder Canäle (cf. W. N. Parker, On the Anat. and Phys. of *Protopterus*, Trans. R. Irish Acad. Vol. XXX. 1892).

3) Auflösung des Seitenlinienzuges der Hautsinnesorgane in mehrere parallele Züge.

Centralnervensystem (vergl. besonders R. Burckhardt, Das Centralnervensystem des *Protopterus annectens*. Berlin, 1892).

1) Vollständige Hemisphärenbildung.

2) Verbindungsplatte beider Hemisphären (Schlußplatte) mit zwei Commissuren, von denen die untere die vordere Commissur, die obere den Balken oder einen Vorläufer desselben darstellt.

3) Ausbildung eines Lobus hippocampi.

4) Ganglienzellen zu Centralgrau und zwei Rindenschichten differenziert.

Gehörorgan.

Entwicklung des Recessus labyrinthi (Ductus endo-lymphaticus) zu einem Schlauchsystem, welches fast die ganze Rautengrube bedeckt. (Vergl. Burckhardt l. c.)

Peripheres Nervensystem.

1) Hirnnerven. Viele einzelne Abweichungen vom Fischtypus, die sich in ausgebildeterer Form bei den Amphibien wiederfinden (vergl. Pinkus, Die Hirnnerven des *Protopterus*. Morph. Arb. v. Schwalbe, Bd. IV. 1894).

Digitized by Google

2) Gut durchgeführte Trennung zwischen Plexus cervicalis und Plexus brachialis, wie sie sonst nur bei Pentadactyliern vorkommt. (Vergl. Fürbringer, l. c.)

Muskelsystem.

Ein Theil der Flossenmuskeln hat nicht nur mit seinen Ursprüngen, sondern auch mit seinen Insertionen Angriffspuncte am inneren Skelet gewonnen, statt ausschließlich wie bei den übrigen Fischen an Hornfäden (resp. Knochenstrahlen) zu inserieren (vergl. H. Braus, Die Muskeln und Nerven der *Ceratodus*-Flosse. Zool. Forschg. in Australien, Bd. I. Lief. 3. 1901).

Befestigung des Unterkiefers.

Quadratum trägt mit einem Gelenkkopfe den Unterkiefer, mit dessen Befestigung das Hyomandibulare nichts zu thun hat: Autostylie.

Nasenlöcher.

Bildung von inneren und äußeren Nasenlöchern durch Überbrückung der Nasolabialrinne.

Athmungsorgane.

Ausbildung einer echten, ventral in den Schlunddarm mündenden Lunge.

Organe des Kreislaufes.

1) Beginnende, allerdings eigenartig in's Werk gesetzte Längstheilung des Herzens in einen rechten und linken Abschnitt, die, am Atrium am deutlichsten ausgeprägt, sich auch am Ventrikel und Conus arteriosus nachweisen läßt.

2) Ausbildung eines wirklichen Lungenkreislaufs.

Paarige Extremitäten.

1) Ausbildung eines von Seitenradien freien Stylopodiums (Humerus, Femur).

2) Außer dem auch bei den übrigen Fischen vorhandenen Schulter- (Hüft-) Gelenk kommt es zur Ausbildung eines zweiten distalen Gelenks (Ellenbogen-, Kniegelenk). (Vergl. R. Semon, Die Entw. der paar. Flossen d. *Ceratodus*. Zool. Forschg. Bd. I. Lief. 2. 1898.)

Postbranchialer Körper.

Rudimentärwerden der rechtsseitigen Anlage des postbranchialen Körpers (vergl. R. Semon, Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des *Ceratodus*, 1901).

Digitized by Google

Beschaffenheit der Gewebe.

Auffallende Übereinstimmung der Gewebselemente nach Größe und Beschaffenheit mit denen der Amphibien.

Entwicklung (vergl. die embryologischen Arbeiten von R. Semon über *Ceratodus* und J. G. Kerr über Lepidosiren).

Bedeutende Übereinstimmung der Grundzüge der Entwicklung in Bezug auf die Eihüllen (Furchung), Gastrulation, Keimblätterbildung, ectodermale Mediannaht, Schicksal des Blastoporus, Beziehungen der Larve zum Dotter, Entwicklung der Vorniere etc. [Äußere Kiemen ähnlich denen der Amphibien kommen bei Lepidosiren vor, fehlen dagegen bei *Ceratodus*; sie finden sich auch bei Crossopterygiern.]

Wichtigere Specialisationen der Dipnoer.

Zahnsystem.

Concrescenzen gewisser Gruppen von Einzelzähnen zu eigenthümlichen Zahnplatten. (Vergl. R. Semon, Die Zahnentwicklung des *Ceratodus Forsteri*. Zool. Forschg. Bd. I. Lief. 3. 1901 [Separat 1899.].)

Cranium.

Ausgesprochen auximetameres Cranium der bekannten Dipnoer im Gegensatz zu dem nahezu protometameren der Amphibien (Fürbringer, l. c.). Doch lassen manche Beobachtungen, z. B. bei *Crypotbranchus* (?), sicherer bei Coecilien (Peter, Morph. Jahrb. Bd. XXV. 1898) und Tritonembryonen (Drüner, Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. XVII, 1901), auch bei den Amphibien auf Auximetamerie von mindestens einem Wirbel (wenn nicht mehr) schließen.

[Rippen?]

[Die Dipnoer besitzen nur untere Rippen (Pleuralbogen), während sich bei Amphibien ebenso wie bei Selachiern nur obere vorfinden. Die Crossopterygier besitzen beide Arten von Rippen. Göppert, Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen, Morphol. Jahrb. Bd. XXIII. 1895, der dem Gegenstand besondere Aufmerksamkeit zugewendet hat, sieht in dem Fehlen der oberen Rippen bei den Dipnoern keine Rückbildungserscheinung, sondern ein Verharren auf primitiver Stufe. Nach ihm sind die unteren Rippen voraussichtlich vor den oberen entstanden, und bei den Dipnoern ist ein Organisationsfortschritt nicht erreicht, den andere Arten erwarben.

Urogenitalsystem.

Verlust der Peritonealtrichter der Urniere im Laufe der späteren Entwicklung der Dipnoer, während dieselben bei Amphibien dauernd

Digitized by Google

erhalten bleiben. (In diesem Verlust stimmen die Dipnoer mit den Crossopterygiern überein, während im Übrigen ihr Urogenitalsystem demjenigen der Amphibien sehr viel näher steht, als es das der Crossopterygier thut. Bei letzteren nimmt nämlich das Sperma nicht mehr durch die Niere seinen Weg, sondern es haben sich Verhältnisse entwickelt, die in der Hauptsache denen der Teleosteer entsprechen [F. E. Jungersen, Über die Urogenitalorgane von *Polypterus* und *Amia*, Zool. Anz. Bd. XXIII. 1900]. Ebenso stellen sich die Dipnoer durch den Besitz von echten, mit Abdominalostien in die Leibeshöhle mündenden Müller'schen Gängen ungleich näher zu den Amphibien, als die Crossopterygier es thun, die auch der Cloake ermangeln.)

Diese Liste der Specialisationen der Dipnoer ließe sich wie diejenige ihrer Übereinstimmungen mit den Amphibien in manchen Puncten erweitern, besonders wenn man gewisse Specialisationen im Bau ihres Kopfskelets näher analysierte, was indessen deshalb schwierig ist, weil die Homologien der einzelnen Theile noch keineswegs feststehen (vergl. Gegenbaur, Vergl. Anatomie d. Wirbelthiere, Bd. I. p. 359. Leipzig, 1898 und T. W. Bridge, Trans. Zool. Soc. London, Vol. XIV. 1898).

Was die Wirbelsäule anlangt, so erscheinen mir die bei den Dipnoern eingetretenen Specialisationen zu geringfügig, um sie hier besonders hervorzuheben.

Die bedeutendste Specialisation findet sich unstreitig im Zahnsystem. Aber auch sie ist nichts anderes, als eine innerhalb des Dipnoerstammes aufgetretene und allmählich immer stärker ausgebildete Anpassungserscheinung, die um so mehr zurücktritt, je mehr wir die Palaeodipneusten berücksichtigen. Ist doch bei manchen fossilen Formen (z. B. *Dipterus Verneuillii* und *D. tuberculatus*) an den Zahnplatten noch gar keine eigentliche Concrescenz der Dentinkörper der Zähne erfolgt. Es handelt sich vielmehr bei ihnen erst um eine Aufkittung zahlreicher Einzelzähne auf eine knöcherne Basis. Und andere Formen (*Phaneropleuron*, *Uronemus*) besitzen außer den Zahnplatten sogar noch conische Einzelzähnchen an den Kieferrändern.

Trotzdem schließt natürlich schon diese Specialisation allein eine directe Ableitung der Amphibien mit Einschluß des Stegocephalen, von den uns bisher bekannt gewordenen Dipnoern aus.

Diese Einsicht, die wohl für Alle, die unser Problem kritisch erörtert haben, eine selbstverständliche Voraussetzung war, darf uns indessen nicht das Gewicht der in unserer ersten Übersicht geführten Übereinstimmungen unterschätzen lassen. Aus einem Vergleich der beiden Übersichten scheint mir ein mächtiges Überwiegen des Gemeinsamen im Gegensatz zum Trennenden unzweifelhaft hervorzugehen.

Digitized by Google

Aber es ist zu erwägen, ob nicht viele der Berührungspuncte bloße Convergenzerscheinungen sind, hervorgerufen durch parallele Züchtung, die von einem ähnlichen Wechsel der Lebensbedingungen ihren Ausgang genommen hat. Als ein solcher Wechsel der Lebensbedingungen wäre anzusehen: 1) Der Zwang von der Wasserathmung zur Luftathmung überzugehen. 2) Die gelegentliche Nothwendigkeit, den Aufenthalt im Wasser mit dem in der Luft zu vertauschen.

Beide Momente fallen übrigens nicht zusammen; das erste kann das zweite zur Voraussetzung haben, braucht es aber nicht, wie z. B. *Ceratodus* beweist (cf. R. Semon, Verbreitung, Lebensverhältnisse und Fortpflanzung des *Ceratodus Forsteri*, Zool. Forschungsr. in Austr. Bd. I. Lief. 1. 1893). Inwieweit die Lebensverhältnisse der Palaeodipneusten mehr denen des *Ceratodus* oder mehr denen des *Protopterus* geglichen haben, ist kaum zu entscheiden. Aber wie dem auch sei, für alle Dipnoer kommt das Leben außerhalb des Wassers nur als Ausnahmezustand in Betracht, was meines Erachtens durch die Abwesenheit von Drüsen in der Mundhöhle bewiesen wird, die für alle lebenden Formen characteristisch ist und einen besonderen Schutz der Zähne durch einen epithelialen Überzug während des Lebens im Trockenen (*Protopterus*) nothwendig macht. Den Thieren ist während dieser Zeit die Nahrungsaufnahme unmöglich gemacht. Auch ist hervorzuheben, daß die paarigen Flossen aller bekannter Formen, der lebenden wie der ausgestorbenen, zur Fortbewegung auf dem Lande noch vollkommen untauglich waren.

Somit kann die ähnliche Lebensweise, wie ich glaube, als Factor für eine supponierte parallele Züchtung nur bei denjenigen Organen in Frage kommen, die direct oder indirect mit der Athmung zusammenhängen oder die, wie die äußere Haut, auch bei einem nur gelegentlichen Aufenthalt außerhalb des Wassers unmittelbar afficiert werden. Es sind dies also außer dem Integument die Lungen, Nasengänge, das Herz und die anderen Organe des Kreislaufs.

Was die paarigen Flossen anlangt, so ist die Ausbildung des Stylopodiums und des zweiten neuen Gelenkes (Ellenbogen-, Kniegelenks) bei den Dipnoern sicher während des Wasserlebens erfolgt. Soll die Übereinstimmung mit den Amphibien auch in diesen Puncten wieder durch bloße Convergenz erklärt werden, so hat hier die convergente Züchtung keinesfalls an den Wechsel der Bedingungen beim Übergange des Wasserlebens zum Landleben angeknüpft.

Die weiteren, zum Theil sehr bedeutsamen Übereinstimmungen[3]

[3] Ob die Übereinstimmung in der Autostylie bei den Dipnoern und Amphibien als eine homologe oder bloß analoge Bildung aufzufassen sei, lasse ich dahingestellt, da für beide Ansichten das Für und Wider sich die Wage hält. In beiden Fällen

Digitized by Google

im Bau des Centralnervensystems, des Ductus endolymphaticus, der Hirnnerven, des postbranchialen Körpers, der Beschaffenheit der Gewebe, der Eihüllen, der Grundzüge und vieler Einzelnheiten der Entwicklung lassen sich natürlich noch viel weniger mit dem Schlagwort: »parallele Züchtung in Folge ähnlicher Lebensbedingungen« abthun. Eine solche Fülle der Übereinstimmungen kann eben auch convergente Züchtung nur auf dem Boden sehr ähnlicher, das heißt relativ nahe verwandter Organisation hervorbringen.

Aus allem dem ergiebt sich der Schluß, daß die Klasse der Dipnoer in der That diejenige Fischklasse ist, die den Amphibien verwandtschaftlich weitaus am nächsten steht. Ganz anders verhalten sich die Crossopterygier. Ich wüßte bei ihnen keinen einzigen Character nach Art der zahlreichen, in meiner ersten Liste für die Dipnoer aufgeführten zu nennen, durch welchen sich bei ihnen eine Entwicklung in der Richtung der Amphibien und Tetrapoden überhaupt documentierte. Man kann von ihnen sagen, daß, wenn sie in manchen Puncten ihrer Organisation einer Anknüpfung an die Amphibien nicht geradezu widerstreben, sie doch gerade diese Puncte fast alle mit den Dipnoern, mit denen sie ja auch verwandtschaftlich verknüpft sind, theilen. Im Übrigen sind sie, ganz abgesehen von ihrem Manco an allen progressiven auf die Amphibien hinweisenden Merkmalen, in ihrer Art durchaus ebenso specialisiert, wie die Dipnoer. Der primitivere Zustand ihres Zahnsystems wird reichlich aufgewogen durch die weitgehenden Specialisationen in ihrem Urogenitalsystem, meiner Meinung nach auch im Bau ihrer paarigen Flossen. Bedeutend ist ferner die Specialisation ihres Kopfskelettes, die besonders durch die Hyostylie weit von dem Wege abführt, der auf die Amphibien zuleitet.

Somit kann auch durch den Hinweis auf sie der Satz nicht angefochten werden, daß die Klasse der Dipnoer diejenige Klasse ist, die den Amphibien verwandtschaftlich weitaus am nächsten steht.

Schwieriger als die Begründung dieses Satzes ist aber die Aufgabe, die Art dieser Verwandtschaft genauer zu präcisieren. Hier sind zwei Möglichkeiten in Betracht zu ziehen. Entweder die Dipnoer und die Amphibien sind dem gleichen, wenn auch ganz kurzen Stamme entsprossen. Oder aber die beiden Zweige entsprangen für sich, wenn auch in allernächster Nähe (jedenfalls viel näher als die Zweige der Amphibien und Crossopterygier) der gemeinsamen Wurzel, vermuthlich Urselachiern mit amphistylem Quadratum. Obwohl ich der ersteren Auffassung zuneige, gebe ich doch zu, daß bis jetzt keine Rede davon sein kann, in dieser Frage eine sichere Entscheidung zu treffen.

ist sie wohl sicher von amphistylen Urzuständen, wie sie sich bei Notidaniden erhalten haben, abzuleiten.

Digitized by Google

Wer die zweite Alternative bejaht, bringt damit zum Ausdruck, daß er einen Theil der Übereinstimmungen mehr als Producte paralleler Züchtung, denn als homophyletische Bildungen auffaßt. Aber auch er wird anerkennen müssen, daß jene Züchtung auf einer sehr ähnlichen, weil nahe verwandten, Grundlage stattgefunden hat, und daß ein anderer, kaum minder bedeutsamer Theil von Übereinstimmungen offenbar homophyletischer Natur ist.

Digitized by Google

3 2044 107 324 659

Digitized by Google